Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung von *Phacelia tanacetifolia*

Von

Mato Nikolić (Belgrad)

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz

(Mit 2 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 20. November 1924)

1. Einleitung.

Der von Nobbe (1876) aufgestellte Satz, daß die Keimung der Samen vom Lichte nicht oder doch nicht vorteilhaft beeinflußt würde, wurde bereits durch die Beobachtungen von Stebler (1880) und Cieslar (1883) erschüttert und mußte der Erkenntnis weichen, daß es alle Grade der Lichtempfindlichkeit gebe, deren extreme Glieder typische Licht- und Dunkelkeimer seien. Zu den letzteren zählen die Samen von *Phacelia tanacetifolia* Benth., die schon wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen waren. Remer (1903, 1904) untersuchte die Einwirkung der Verdunkelung und verschieden abgedämpften diff. Lichtes auf die Keimung derselben und stellte fest, daß eine geringe Abdämpfung des Lichtes ein Anwachsen der Keimungszahl bewirkte, daß das Keimungsprozent rascher zu- als die Intensität der Belichtung abnimmt, und zuletzt, daß nicht nur das Endresultat, sondern auch die Keimungsenergie den retardierenden Einfluß des Lichtes scharf hervortreten läßt. Remer untersuchte außerdem den Einfluß verschiedener Lichtarten unter Verwendung farbiger Gläser als Lichtfilter. Er stellte die Tatsache fest, daß bei seinem Dunkelkeimer im Bereiche des Grün die höchste Keimungszahl auftritt, im Gegensatz zu den Resultaten von Cieslar (1893) und Heinricher (1909) an Lichtkeimern, bei welchen das Licht der minder brechbaren Hälfte des Spektrums, also das Gelb günstiger wirkt als das Blau. Als günstige Temperatur für die Keimung der Samen von *Phac. tan.* Benth. fand Remer 12 bis 19° C. und erzielte bei 16° C. das maximale Keimungsprozent.

Heinricher (1909) erweiterte die Versuche von Remer insofern, als er durch Verdunkelung der in der Lichtkultur nicht gekeimten Samen Nachkeimungen erzielte und damit erwies, daß die im Lichte und in der nachträglichen Verdunkelung erzielte Keimungszahl kleiner ist als jene, die in der Dunkelkultur erzielt wird. Seine ergänzenden Versuche mit farbigem Licht erwiesen, daß nicht nur in der Mitte des Spektrums, im Bereiche des Grün, sondern auch im ganzen stärker brechbaren Spektralbereich eine Förderung der Keimung bei *Phac. tan.* gegenüber der minder

brechbaren Spektrumhälfte erzielt wird. Heinricher prüfte auch den Einfluß des Alters des Saatgutes im Lichte und im Dunkel und kam zu Ergebnissen, die auch praktisches Interesse beanspruchen; er fand nämlich unter anderem, daß der hemmende Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen der frischen Ernte, d. h. der Samen, die im Jahre der Reifung unmittelbar nach der Ernte angebaut werden, viel ausgesprochener ist, als auf die Samen der vorjährigen Ernte.

Kuhn (1915) erweiterte unsere Kenntnisse über den Einfluß des Alters der Samen, indem er die Veränderung der Keimkraft durch ein langjähriges Lagern im Lichte und im Dunkeln prüfte sowie auch das Verhalten eines solchen Saatgutes gegenüber den Strahlen der ersten (rotes Licht) und der zweiten Spektrumshälfte (blaues Licht). Er fand, daß die Keimungskraft von *Phac. tan.* nach sechsjährigem Lagern der Samen im Dunkeln nicht im mindesten beeinträchtigt, sondern sogar gehoben wird, im Gegensatz zu einer mehrjährigen Lagerung im Lichte, die zu einer Verminderung des Keimungsprozentes und zu einer Herabsetzung der Keimungsintensität führt. Er konnte die Samen von *Phac. tan.* durch Anfeuchten des Keimbettes mit einer schwachen HCl- oder H_2SO_4- und auch mit KNO_3-Lösung (1916) selbst am Tageslicht zur kräftigen Keimung bringen und somit die keimungshemmende Wirkung des Lichtes paralysieren. Gassner (1915) und Kuhn (1916) dagegen konnten eine Förderung der Keimung durch KNO_3-haltiges Substrat nicht erzielen.

Zur Entscheidung der Frage, ob die Keimungszahl, die Kuhn und die genannten Bearbeiter dieser Frage bei Samen von *Phac. tan.* im Lichte gewonnen haben, vielleicht als Nachwirkung der nächtlichen Dunkelheit aufzufassen sei, führte Kuhn seine Versuche bei konstanter, künstlicher Beleuchtung aus, und zwar bei Lichtintensitäten zwischen 40 und 380 N-K. Innerhalb sechs Tage erzielte er bei der schwächsten angewendeten Lichtintensität (40 N-K) 28% Keimlinge und bei dem Paralellversuche im Dunkeln 68%; bei den übrigen Lichtintensitäten (133, 84 und 64 N-K) wurden die Samen »lichthart« (Kinzel, 1907).

Die bisher vorliegenden, in Kürze referierten Untersuchungen an *Phac. tan.* — und gleiches gilt für die Dunkelkeimer überhaupt — sind vorwiegend qualitativer Natur; zur Aufdeckung quantitativer Beziehungen zwischen Keimprozent und Hemmungswirkung der zugeführten Lichtmenge reichen sie jedoch nicht hin. Die Erfahrungen über die Gültigkeit des Reizmengegesetzes für verschiedene Reizvorgänge und photochemische Prozesse lassen indessen gerade eine Untersuchung dieser Seite des Problems erwünscht erscheinen.

Für Lichtkeimer ist tatsächlich die Gültigkeit des Reizmengengesetzes innerhalb gewisser Grenzen mindestens wahrscheinlich gemacht worden. Harder (1919) prüfte das Gesetz an Schizo-

phyceensporen. Lehmann (1918) und später im Verein mit seinem Schüler Rao Lakshmana (1924) an Samen von *Lythrum Salicaria.*

Diese Untersuchungen veranlaßten mich, diesen Fragen an *Phacelia* als typischen Vertreter der Dunkelkeimer näherzutreten.

2. Keimung bei Dauerbelichtung.

Als Keimbett wurden mit einer dreifachen Filterpapierlage und 5 cm^3 destilliertem Wasser beschickte Petrischalen verwendet. Die Samen (von Haage und Schmidt in Erfurt bezogen) wurden 3 Stunden im Dunkeln in destilliertem Wasser vorgequollen, bei möglichst schwachem elektrischen Lichte ausgelegt und die schon vorbereiteten Schalen im Dunkeln bis zum Versuch aufbewahrt. Als Lichtquelle diente eine 25kerzige Metallfadenlampe, deren Lichtstärke zwei- bis dreimal täglich während des Versuches mit einem Weber'schen Photometer gemessen und daraus ein Mittelwert errechnet wurde.

Je vier Schalen à 100 Samen wurden nun in genau gemessenen Entfernungen von der Lichtquelle aufgestellt und die Beleuchtungsintensität für diese Entfernungen berechnet. Die derartig adjustierten Samen wurden nun zunächst durch 5 Tage einer Dauerbelichtung ausgesetzt und täglich die Zahl der gekeimten Samen festgestellt. Nach dieser Zeit pflegten erfahrungsgemäß keine Keimungen mehr im Lichte aufzutreten. Hierauf kamen die Keimschalen ins Dunkle, um das Ausmaß der Keimung und die keimungsverzögernde Wirkung des Lichtes festzustellen. In der nachfolgenden Tabelle 1 beschränkte ich mich auf die Wiedergabe der Ergebnisse eines solchen Versuches. Die Zahlen in den einzelnen Kolonnen geben die Lichtmengen und das Keimprozent in den aufeinanderfolgenden Tagen wieder (Tabelle 1).

Die Wirkung des Lichtes kommt in diesem Versuche sehr deutlich zum Ausdruck: je kleiner die Lichtintensität, desto größer das Keimprozent. Dabei ist das Keimprozent am ersten und zweiten Tage am größten, gleichgültig ob die Samen verschieden stark beleuchtet wurden oder von vornherein bei Lichtabschluß kultiviert wurden. Nach dem vierten Tage treten fast keine Keimungen mehr auf. Auffallend ist die hohe Lichtempfindlichkeit der Samen; Lichtintensitäten, die noch unter 1 H-K liegen, vermögen noch zirka 30$^0/_0$ der Samen an der Keimung zu hindern.

Aus der Tatsache, daß eine teilweise Nachkeimung vorbelichteter Samen im Dunkeln eintritt, ergibt sich, daß die Keimkraft der Samen durch die Belichtung teils vollständig vernichtet, teils nur gehemmt ist. Am ersten und besonders am zweiten Tage nach der Verdunkelung treten in letzterem Falle reichlich Keimungen ein, ein Beweis, daß die Lichtwirkung im Laufe der ersten 24 Stunden nach der Verdunkelung ausklingt. Weiters sehen wir, daß mit steigender Lichtwirkung auch eine steigende Anzahl von

Tabelle 1.

Entfernung von der Lichtquelle… ………		0·9 *m*	1·2 *m*	1·5 *m*	2 *m*	3 *m*	4 *m*	5 *m*	Im Dunkeln	Temp. in C.
Lichtstärke in H-K. ……		26·1	14·7	9·4	5·3	2·3	1·3	0·8		
Lichtmenge (M-K-Std.) und Keimprozent	am 1. VII. 1924:	626·4 1·7%	352·8 4·2%	225·6 4·5%	127·2 10·7%	55·2 17·5%	31·2 20·2%	19·2 28·2%	54·8%	17·5°
	2.	1252·8 3·5%	705·6 6·7%	451·2 8·5%	254·4 20·00%	110·4 26·2%	62·4 40 %	38·4 45·2%	86·8	17·5
	3.	1874·2 3·7%	1058·4 7·00%	676·8 8·7%	381·6 21·5%	165·6 28·5%	93·6 43·00%	57·6 46·2%	88·0	17·5
	4.	2505·6 4·00%	1411·2 7·2%	902·4 9·00%	508·8 21·7%	220·8 29·00%	124·8 43·7%	76·8 47·2%	88·0	18
		2505·6 4·00%	1411·2 7·2%	902·4 9·00%	508·8 21·7%	220·8 29·00%	124·8 43·7%	96·0 47·5%	88·0	17·5
	Verdunkelt									
	6.	7·00%	11·2%	11·7%	25·4%	31·2%	45·2%	49·5%	88·00%	17·5°
	7.	18·2	25·4	26·2	37·5	41·2	51·4	56·0	88·0	18
	8.	20·9	27·9	28·2	39·0	42·4	51·9	56·0	88·0	18
	9.	21·4	27·9	28·4	39 2	42·9	51·9	56·2	88·0	18
	11.	21·4	27·9	28·4	39·2	42·9	52·1	56·7	88·0	18
	14.	21·4	27·9	28·4	39·2	42·9	52·3	56·7	88·0	18
	15.	21·4	27·9	28·4	39·2	42·9	52·3	56·9	88·0	18
	20.	21·4	27·9	28·4	39·2	42·9	52·3	56·9	88·0	18
Keimungsunfähige Samen bei zirka 12% Nichtkeimern		66·6	60·1	59·6	48·8	45·1	34·7	31·1	12·0	

Samen keimunfähig wird. Selbst 14 Tage nach der Verdunkelung waren diese Samen noch ungekeimt.

Ich verzichte auf die Wiedergabe weiterer Versuche gleicher Art, da sie nichts Neues zeigen können. Die erzielte Übereinstimmung war eine befriedigende; zum Beweis seien einige Zahlen angeführt, die verschiedenen Versuchsserien entnommen sind.

Tabelle 2.

Versuchsserien			*b*	
Lichtstärke in H-K	0·8	9·2	0·8	9·4
Keimprozent bei fünftägiger Belichtung	47·2	10·0	47·5	9·0
nachfolgender Verdunkelung	11·7	22·3	8·7	19·4
Keimunfähige Samen	33·1	58·8	31·1	59·6
Kontrolle (Dunkelversuch)	92·0	92·0	88·0	88·0

Wir sehen darin einerseits einen Beweis für die gleichmäßige Güte des Samenmaterials, andrerseits für die hohe Empfindlichkeit der Samen gegen Lichteinfluß.

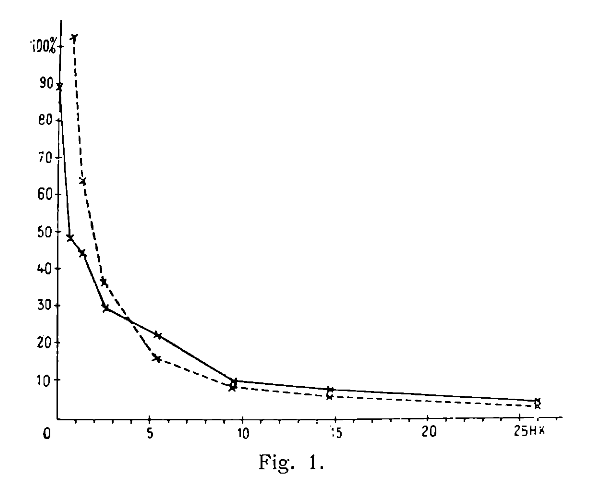


Fig. 1.

Trägt man die ermittelten Zahlen in ein Koordinatensystem derart ein, daß man die am fünften Tage der Belichtung gefundenen Keimprozente als Ordinaten, die dazugehörige Lichtstärke als Abszisse nimmt, so erhält man eine Kurve, die einer gleichseitigen Hyperbel auffallend gleicht und sich mit einer idealen, errechneten Hyperbel ziemlich gut deckt (in der Zeichnung gestrichelt). Die

ideale Hyperbel wurde folgendermaßen berechnet: Aus den einzelnen Produkten Lichtintensität × Prozentzahl wurde ein Mittel genommen (82·4) und aus diesem durch Division durch die einzelnen Lichtintensitäten die »idealen« Prozentzahlen gefunden (Fig. 1).

Auf diese Gesetzmäßigkeit kommen wir an anderer Stelle noch zurück.

Um ganz sicher zu gehen, wurde ein möglichst sorgfältiger Versuch auf breiterer Basis ausgeführt. Es wurde eine große Anzahl Samen in nur zwei bestimmten Entfernungen (1·5 und 4 *m*) von der Lampe ausgelegt (Tabelle 3).

Tabelle 3.

Entfernung von der Lichtquelle	1·5 *m*	4 *m*	Dunkel	Temp.
Lichtstärke in H-K	9·9	1·3		
Am 16. VII. 1924	5·5%	27·2%	50·5%	17·5°C.
17. VII. 1924	8·2	38·2	80·0	17·5
18. VII. 1924	8·7	39·2	83·2	18
19. VII. 1924	9·0	40·5	84·0	17·5
20. VII. 1924	9·2	40·5	84·0	17·5

Die zuletzt erzielten Keimprozente entsprechen ganz den Erwartungen und beweisen, daß bei den ersten Versuchen, wie ein solcher in Tabelle 1 wiedergegeben ist, keine wesentlichen Fehler unterlaufen sind.

Aus den wiedergegebenen Versuchen können wir unmittelbar folgendes entnehmen:

1. Das Keimprozent nimmt in den aufeinanderfolgenden Tagen erst schnell, dann langsam zu; im Lichte ist die Keimung nach 4 bis 5 Tagen abgeschlossen.

2. Aus der Tatsache, daß im Dunkeln eine teilweise Nachkeimung vorbelichteter Samen eintritt, ergibt sich, daß die Keimkraft der Samen durch die Belichtung teils vollständig vernichtet, teils nur gehemmt ist. Am ersten und besonders am zweiten Tage nach der Verdunkelung treten in letzterem Falle reichlich Keimungen auf, ein Beweis, daß die Lichtwirkung, sofern sie nicht zu einer völligen Vernichtung der Keimkraft führte, im Laufe der ersten 24 Stunden nach der Verdunkelung ausklingt. Weiters ergibt sich, daß mit steigender Belichtung eine zunehmende Zahl von Samen keimunfähig wird. Wenigstens waren selbst 14 Tage nach der Verdunkelung diese Samen noch ungekeimt. Auffallend ist die hohe Lichtempfindlichkeit der Samen; Lichtintensitäten, die noch unter 1 H-K liegen (0·8 H-K), vermögen noch zirka ein Drittel der Samen

an der Keimung zu verhindern. Wir nehmen dabei an, daß — wie sich aus dem Dunkelversuch ergibt — etwa 12% der Samen überhaupt nicht keimfähig waren.

3. Das Keimprozent nimmt sowohl mit abnehmender Lichtstärke als mit abnehmender Lichtmenge zu, und zwar vorerst in schneller, dann in abnehmender Progression. Auf die quantitativen Beziehungen zwischen Lichtmenge und Keimprozent wird an späterer Stelle (Allgemeines) eingegangen werden.

3. Die Keimung bei Vorbelichtung.

Wurden bei den vorstehenden Versuchen die Samen bis zur erfolgten Keimung der Belichtung ausgesetzt, so sollte in weiteren Versuchen die Wirkung kürzer andauernder Belichtung verschiedener Intensität geprüft werden. Als Lichtquelle diente eine Nitra-Projektionslampe von 1000 Watt Leistung. Die Petrischalen mit den durch 3 Stunden im Dunkeln vorgequollenen Samen wurden in drei Entfernungen von der Lampe aufgestellt: 0·5 *m*, 1 *m* und 2 *m*. In jedem Abstand befanden sich drei Schalen mit je 100 Samen, die 2, 4 und 8 Stunden belichtet wurden; dadurch wurden den Schalen sehr verschiedene Lichtmengen zugeführt. Temperaturunterschiede machten sich leider durch starke Strahlung der Lampe störend bemerkbar, wodurch auch die Keimung beeinflußt wurde. So war die Temperatur in 0·5 *m* von der Lichtquelle zirka 25·3° im Mittel, bei 1 *m* zirka 22·4° und bei 2 *m* zirka 20·7° C. Es wurde jedoch wegen der technischen Schwierigkeiten davon Abstand genommen, die Wärmestrahlen auszuschließen. Wie die Ergebnisse zeigen werden, tritt beim Vergleich mit Parallelversuchen im Dunkeln, trotz des störenden Einflusses der Temperaturverschiedenheit, die Lichtwirkung deutlich hervor.

In der folgenden Tabelle 4 sind die Mittelwerte der Keimprozente, die nach 24 (aus neun Versuchen), beziehungsweise 2×24 (aus sechs Versuchen) Stunden erhalten wurden, zusammengestellt.

Wir entnehmen dieser Zusammenstellung zunächst folgende Ergebnisse:

1. Auch eine nur wenige Stunden währende Vorbelichtung bestimmter Intensität kommt in einer deutlichen Keimungshemmung zum Ausdruck; die Hemmung nimmt mit der Belichtungsdauer zu.

2. Ob eine steigende Belichtungsintensität (bei gleicher Belichtungsdauer) zu einer zunehmenden Keimungshemmung führt, ist aus den Versuchen nicht unmittelbar zu entnehmen, da sich die hemmende Wirkung der mit Annäherung an die Lichtquelle zunehmenden Temperatursteigerung in gleichem Sinne bemerkbar macht. Vergleicht man jedoch das Ausmaß der Keimhemmung in den parallel durchgeführten Kontrollen im Dunkeln, so erscheint es wesentlich geringer, als in den in entsprechender Entfernung dem

Tabelle 4.

Entfernung von der Lichtquelle in Meter	Lichtstärke in H-K	2 Stunden belichtet			4 Stunden belichtet			8 Stunden belichtet			Keimung im Dunkeln nach		Temp. in C.°
		Lichtmenge (M-K-St.)	Keimung nach 24 St.	Keimung nach 2×24 St.	Lichtmenge (M-K-St.)	Keimung nach 24 St.	Keimung nach 2×24 St.	Lichtmenge (M-K-St.)	Keimung nach 24 St.	Keimung nach 2×24 St.	24 St.	2×24 St.	
0·5	7100	14200	3·7%	19 %	28400	3·0%	18·6%	56800	0·2%	10·3%	12·3%	36%	25·3°
1	1800	3600	9·0	29·6	7200	5·2	26·6	14400	2·5	14·3	19·4	38	22·4
2	450	900	13·0	36·6	1800	10·5	32·0	3600	2·2	27·5	20·7	39	20·7

Lichte ausgesetzten Versuchen, woraus die zunehmende Hemmungswirkung einer erhöhten Belichtungsstärke erhellt.

Bezüglich der Bedeutung der Lichtmenge sei auf die Diskussion verwiesen.

4. Einfluß der Vorverdunkelung auf die Keimung im Lichte.

Eine weitere Serie von Versuchen wurden ausgeführt, um die Einwirkung vorhergehender Verdunkelung auf die nachfolgende Keimung der Samen von *Phac. tan.* im Lichte zu prüfen.

Die dreistündige Vorquellung der Samen fand im diff. Lichte statt. Eine Reihe von vier Schalen zu je 100 Samen wurde dem Lichte sofort nach der Auslegung der Samen ausgesetzt, die übrigen Serien dagegen blieben 2, 4 und 8 Stunden im Dunkeln.

Die Versuche wurden bei zwei verschiedenen Temperaturen ausgeführt, bei 21 bis 22 und bei 17·5° C.

Versuche, die bei einer Lichtstärke von 479 und 73 H-K und bei einer Temperatur von 21 bis 22° C. angestellt wurden, ergaben infolge zu hoher Lichtstärken überhaupt keine Keimungen. Erst bei einer Intensität von 16·7 H-K zeigten sich nach 24 Stunden merkliche Keimungsdifferenzen. Noch günstiger waren die Versuche bei 17·5° C., da hier die hemmende Wirkung der hohen Temperaturen ausgeschaltet war. Nachstehend folgen die Resultate.

Tabelle 5.

Zeit	Temp.	Konst. Licht 16·7 H-K	Vorverdunkelung			Temp.	Konst. Licht 16·7 H-K	Vorverdunkel.	
			2 Std.	4 Std.	8 Std.			4 Std.	8 Std.
24 Std.	21·5°C	1·3%	1·7%	2·3%	2·7%	17·5°C.	6·0%	10·0%	15·5%
2×24»	21·5	4·7	6·0	6·0	6·3	17·5	7·5	12·0	18
3×24»	21·5	10·0	11·0	13·0	14·6	17·5	8·0	12·2	19

Es folgt aus den Ergebnissen, daß die Vorverdunkelung eine fördernde Wirkung auf die Keimung bei nachträglicher Belichtung ausübt und diese Förderung ist wieder von der Verdunkelungsdauer sowie von der Temperatur abhängig. Die Verdunkelung übt also eine um so stärkere keimungsfördernde Wirkung aus, je länger sie dauert.

Diese Resultate stehen mit denen von Ottenwälder (1914) und Lehmann (1918) im Einklang. Der Unterschied besteht nur darin, daß wir beim Dunkelkeimer die Nachwirkung der Vorverdunkelungsdauer im Lichte von verschiedenen Intensitäten und bei verschiedenen Temperaturen, die erwähnten Autoren dagegen bei Lichtkeimer die Vorbelichtung verschiedener Stärke und bei verschiedenen Temperaturen im Dunkeln prüften.

In diesem Zusammenhang wäre zu bemerken, daß wir uns auf die Untersuchung des Temperatureinflusses auf die Keimung von *Phacelia* nicht einließen. Doch lassen immmerhin manche Versuche einen solchen Einfluß erkennen (Tabelle 4 und 5). Es wäre daher wünschenswert, wenn auch in dieser Richtung eingehendere Untersuchungen angestellt würden, wie solche schon Lehmann (1912) ausgeführt hat. Ich möchte sie einer späteren Untersuchung vorbehalten.

5. Allgemeines.

Wenn wir an die Beantwortung der Frage herantreten, ob sich aus den mitgeteilten Beobachtungen eine gesetzmäßige Beziehung zwischen Intensität und Einwirkungsdauer des Lichtes zur Keimungshemmung ergibt, erscheint es notwendig, vorerst auf die

Untersuchungen von Harder und Lehmann an Lichtkeimern einzugehen, denen zufolge in diesem Falle das Reizmengegesetz zur Geltung kommen soll. Harder konstatierte zunächst folgende Tatsachen: 1. Eine eindeutige Abhängigkeit der Keimung der Nostocsporen von der Lichtintensität. 2. Die Keimung folgt bei allen Lichtwerten, doch treten sie bei höheren Intensitäten viel früher ein. 3. In bezug auf den Keimungsbeginn treten große individuelle Schwankungen auf; während z. B. bei einer bestimmten Lichtintensität 0·6% der Sporen schon nach 48 Stunden keimen, ist nach 14 Tagen das Keimprozent erst auf 25% gestiegen. Diese Sätze berechtigen indessen noch nicht, die Gültigkeit des Reizmengegesetzes zu postulieren. Von entscheidender Bedeutung war indessen die weitere Tatsache, die Harder aus seinen Beobachtungen ableitet, daß jeder Lichtmenge ein bestimmter Prozentsatz von Sporenkeimungen entspricht. Gerade diese Gesetzmäßigkeit scheint nicht in der erwarteten Allgemeinheit zuzutreffen. Stellen wir entsprechende Werte aus Harders Tabelle 5 (p. 259) zusammen, so ergeben sich z. B. 4% Keimungen

bei	12·5	M-K in	120 Std.,	somit bei	1500	M-K-Std.
	5·55		120		666	
	2·0		168		336	

oder 18% Keimungen

bei	12·5	M-K in	360 Std.,	somit bei	4200	M-K-Std.
	2·0		408		816	

Die Werte für niedere Keimprozente stimmen somit auch, wenn man die von Harder betonten, in technischen Schwierigkeiten liegenden Fehlerquellen berücksichtigt, recht schlecht überein, was zu dem Verdacht Anlaß gibt, daß die Zeit, während welcher eine bestimmte Lichtmenge zugeführt wird, nicht gleichgültig ist. Das Ergebnis wird freilich ein viel günstigeres, wenn man, wie es Harder getan hat, aus der Gesamtzahl der Versuche die mittleren Lichtmengen berechnet, die zur Erzielung der verschiedenen Keimprozente erforderlich waren. Sind die Abweichungen vom Mittel wohl sehr bedeutend, so ergibt sich doch, »daß jeder Prozentsatz sein eigenes Lichtgebiet hat« (p. 265). Die graphische Darstellung ergibt ein ständiges Ansteigen der Lichtmengen. Wenn aber der Autor den Versuch als Stärkung der Annahme betrachtet, »daß die Produktregel für die Keimung gültig sei« (p. 265), so müssen wir doch einem weiteren Bedenken Raum geben. Die Produktregel ist bisher, speziell bei tropistischen Reaktionen, immer nur in der Weise ermittelt worden, daß die zu bestimmten Intensitäten zugehörigen Präsentationszeiten ermittelt wurden, also die Zeiten bei der eben mehr als die Hälfte der Versuchsobjekte den Eintritt der Reaktion als »Nachkeimung« erkennen ließen. Würde

man die für einen beliebigen Prozentsatz von Reaktionen erforderlichen Lichtmengen ermitteln, so wären wohl auch bedeutende Abweichungen zu erwarten, und würde man an Stelle von Minimalreizen Dauerreize in Anwendung bringen, also die Reizmenge bestimmen, die dem Objekte bis zum Eintritt der Reaktion zugeführt wurde, wie es im Falle der Sporenkeimung der Fall war, so könnte aus naheliegenden Gründen die Produktregel überhaupt nicht in ihrer Reinheit zur Geltung kommen. Die Produktregel scheint uns somit für die Sporenkeimung noch nicht erwiesen, sondern nur wahrscheinlich gemacht worden zu sein, wobei aber bedeutende Abweichungen infolge noch nicht erkannter Komplikationen vorliegen können.

Wenden wir uns nun den Untersuchungen von Lehmann an den Samen von *Lythrum Salicaria* (1920, 1924) zu. Die Art der Durchführung der Versuche gestattet in diesem Falle schon eher, einen Schluß auf die Gültigkeit der Produktregel zu ziehen, da die Samen nicht bis zur erfolgten Keimung im Licht gehalten, sondern kürzeren Lichtreizen ausgesetzt wurden, so daß sich für die angewendeten Lichtintensitäten eine mittlere Präsentationszeit ermitteln läßt. Lehmann und Lakshmana (1924) konstatierten zunächst ähnlich wie Harder, »daß mit steigender Belichtungsintensität die zum gleichen Keimungserfolg nötigen Belichtungszeiten sich verkürzen« (p. 66). Die Versuche ergaben auch zweifellos, »daß den Lichtmengen ein ausschlaggebender Einfluß auf die Keimung der *Lythrum*-Samen zukommt« (p. 69 und Kurve 2). Wenn die Autoren indessen auf Grund der gewonnenen Kurvensysteme die Gültigkeit des Produktgesetzes für die Lichtkeimungsvorgänge von *Lythrum Salicaria* für kaum zweifelhaft bezeichnen, so läßt sich ein Bedenken doch kaum unterdrücken.

Wäre die Produktregel gültig, so müßte dem gleichen Keimprozent eine annähernd gleiche Reizmenge entsprechen. Stellen wir nun die Lichtmengen zusammen, welche zur Keimung von eben mehr als die Hälfte Samen führten, so erhalten wir:

Intensität in M-K:	Belichtungsdauer:	M-K Std.:	Keimprozent:
	6 Std.	108000	55·75
50	45 Min.	135000	54·4
200	15	180000	54

Die Reizmengen, die zu annähernd gleichen Temperaturen gehören, sind somit untereinander beträchtlich verschieden; sie nehmen mit steigender Lichtintensität zu oder mit anderen Worten: höhere Lichtintensitäten erfordern eine verhältnismäßig längere Belichtungsdauer als nach der Produktregel zu erwarten wäre. Dieser Satz kann jedoch nicht als Regel bezeichnet werden. Häufiger treffen wir in Lehmanns Tabellen eine andere Beziehung an. Vergleichen wir die zu gleichen Reizmengen gehörigen Keimprozente, so erhalten wir:

(Aus Tabelle 1.)

{ 180.000 M-K-Std.	(500 M-K × 6 Min.)	26	% Keimungen.
180.000	(50 × 60)	21	
{ 90.000	(500 × 3)	............24·4	
90.000	(50 × 30)	............15·3	
{ 18.000	(300 × 1)	............10·5	
18.000	(50 × 6)	 8	

(Aus Tabelle 2.)

{ 6.000 M-K-Std.	(200 M-K × 30 Sek.)	.........36 (34·5)%	Keimungen.
6.000	(5 × 20 Min.)	.........24·75%	Keimungen.
{ 3.000	(50 × 1)	.........33·75	
3.000	(5 × 10)	19	

Aus diesen Daten ergibt sich somit, daß bei gleichbleibender Reizmenge die höhere Lichtintensität, die in kürzerer Zeit zugeführt wird, wirksamer ist als eine geringere Lichtintensität bei längerer Einwirkungsdauer. Worauf diese Differenzen beruhen, müssen wir dahingestellt lassen; jedenfalls sprechen aber die angeführten Ergebnisse nicht für das Zutreffen der Produktregel im vorliegenden Falle oder vielleicht richtiger ausgedrückt, es scheint, daß irgendwelche Komplikationen auftreten, welche zu Abweichungen von der reinen Produktregel Anlaß geben.

Daß bisher weder für die Lichtkeimung der Sporen, noch der Samen eine sichere Entscheidung betreffs der Gültigkeit der Produktregel getroffen werden konnte, liegt naturgemäß lediglich im Objekte selbst. Wenden wir uns nun unseren eigenen Untersuchungen zu, so liegen ähnliche Schwierigkeiten vor. Wenn wir den Begriff der wirksamen Reizmenge auf Dunkelkeimer anwenden, so kann darunter nur jene Lichtmenge verstanden sein, die zu einer Keimungshemmung führt. Ihre sichere Ermittlung wäre verhältnismäßig einfach, wenn die Hemmung eine vollkommene wäre; indessen trifft diese Voraussetzung nicht zu; während mit zunehmender Lichtstärke ein immer größerer Anteil der Samen keimunfähig wird, erleiden die übrigen nur eine Keimverzögerung, die sich bei dauernder Dunkelheit wieder ausgleichen kann. Wir müssen uns daher darauf beschränken zu untersuchen, ob gleichen Lichtmengen ein gleicher Hemmungsgrad entspricht.

Betrachten wir daraufhin unsere in Abschnitt 2 und 3 wiedergegebenen Versuche, so ergibt sich zunächst eine Analogie mit den Befunden von Harder und Lehmann, daß das Keimungsprozent mit wachsender Lichtmenge abnimmt: Die größte angewandte Lichtmenge (56.800 M-K) ergibt (in Tabelle 4) das kleinste Keimungsprozent (0·2% nach 24 Std., 10·3% nach 48 Std.) und umgekehrt entspricht der kleinsten Lichtmenge (900 M-K) das größte Keimungsprozent (13, beziehungsweise 36·6%). Dagegen geben gleiche

Lichtmengen bei verschiedener Einwirkungsdauer stark verschiedene Werte; so erhalten wir z. B. bei 3600 M-K in 2 *m* Entfernung von der Lichtquelle 2·2, beziehungsweise 27·5%, in einem Abstand von 1 *m* (also bei höherer Intensität und kürzerer Belichtungsdauer) 9, beziehungsweise 29·6%. Auch wenn man die Temperaturunterschiede berücksichtigt und die auch im Dunkeln erzielten Keimungen in Rechnung stellt, ergeben sich beträchtliche Unterschiede in den Keimungsprozenten. Die Keimungshemmung durch das Licht verläuft somit augenscheinlich nicht nach dem Reizmengegesetz oder genauer ausgedrückt, es machen sich Einflüsse gelten, welche zu Abweichungen von der Produktregel führen. Es ist eben nicht gleichgültig, innerhalb welcher Zeit eine gewisse Lichtmenge den Samen zugeführt wird. In unserem Falle nimmt die Keimungszahl mit Zunahme der Belichtungszeit ab, mit anderen Worten, es erweist sich bei gleicher Reizmenge eine über eine längere Zeit ausgedehnte Belichtung mit schwächerem Lichte wirksamer als eine kurze Belichtung mit höherer Intensität. Um dieses Ergebnis zu stützen, wurde noch eine Kontrolle mit gleichen Lichtmengen bei stark verschiedenen Lichtstärken durchgeführt. Es ergab sich nach 24 Stunden:

Lichtmenge:	Intensität×Belichtungsdauer:	Keimprozent:	Temperatur:
4000	2000 H-K×2 Std.	7	23·3° C.
4000	500 ×8	2	22·0

Nach 2×24 Stunden waren die Keimprozente auf 16, beziehungsweise 6 gestiegen. Dieses Ergebnis steht mit den Erwartungen in vollem Einklang; die bedeutenden Differenzen können jedenfalls nicht auf den nur geringen Temperaturunterschied zurückgeführt werden.

Ein gleiches Ergebnis liefern auch die in Tabelle 1 wiedergegebenen Versuche mit Dauerbelichtung. Annähernd gleiche Lichtmengen können zu sehr verschiedenen Keimprozenten führen, z. B.

127·3 M-K-S. . 10·7%; 124·9 M-K-S. . . . 43·7%

und umgekehrt, können gleiche Keimungserfolge bei sehr verschiedenen Lichtmengen erzielt werden (z. B. 20·2% durch 31·2 M-K-S; 20% durch 254·4 M-K-S).

Wir sehen ferner, daß bei gleichen Lichtmengen mit steigender Lichtintensität die Keimprozente abnehmen; so ergaben sich, z. B.:

bei 225 M-K-S (9·4 H-K×24 Std.). 4·5% Keimungen
220·8 (2·3 ×96). . . 29·0

Auffällig erscheint die Tatsache, daß gleiche Keimprozente unter der Einwirkung geringerer Lichtintensitäten in kürzerer Zeit erzielt werden als bei höheren Lichtstärken, bei denen der gleiche Effekt

längere Zeit benötigt. So erhielten wir z. B. 28·2% Keimungen einerseits bei 19·2 M-K-S bei einer Intensität von 0·8 H-K in 24 Stunden, andrerseits 28·5% bei 2·3 H-K in 72 Stunden, also bei einer Lichtmenge von 165·6 M-K-S.

Indessen darf bei einem derartigen Vergleich nicht übersehen werden, daß dabei die hemmende Wirkung des Lichtes durchaus nicht rein zum Ausdruck kommt. Denn wie aus der untenstehenden Darstellung (Fig. 2) des Keimungsverlaufes im Dunkeln und

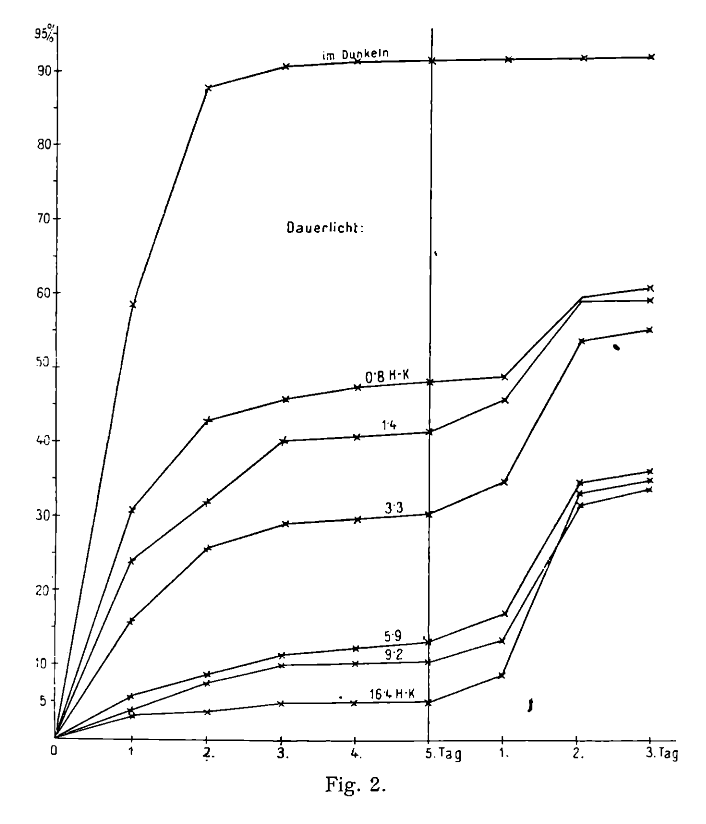


Fig. 2.

bei Dauerlicht ersehen werden kann, folgt, im Gegensatz zu Harder's Cyanophyceensporen, die Keimung, gleichgültig ob im Dunkeln oder im Lichte, einer logarythmischen Kurve, d. h. die Prozentzahl der Keimung nimmt zuerst schnell, dann langsamer zu und ist nach 4 bis 5 Tagen beendet.

Da diese Kurve nur der Ausdruck der Variationsbreite der Keimungsgeschwindigkeit ist, so scheint also der Keimungsverlauf selbst von der Art der Belichtung unabhängig zu sein. Ob wir lang oder kurz, schwach oder stark beleuchten, der Keimungsverlauf ist immer derselbe; nur die Zahl der nicht keimenden Samen wird mehr oder weniger geändert, die übrigen dagegen

keimen ungehindert. Aus diesem Grunde wäre es voreilig, die an verschiedenen Tagen gewonnenen Keimungszahlen schlechthin miteinander zu vergleichen.

Ob der Keimungsverlauf auch von der Temperatur und anderen Faktoren unabhängig ist, läßt sich dadurch unsere Untersuchungen nicht entscheiden.

Zum Schluß habe ich noch auf die in Fig. 1 wiedergegebene hyperbelähnliche Kurve zurückzukommen, die im ersten Augenblicke als Ausdruck des Reizmengegesetzes erscheinen könnte. Daß sie jedoch damit nichts zu tun hat, geht schon daraus hervor, daß sie lediglich die Beziehung zwischen Keimprozent und Lichtstärke wiedergibt, nicht aber die zwischen Intensität und Belichtungsdauer, wie die bekannte Fröschel'sche Hyperbel. Sie besagt im wesentlichen nichts anderes, als daß mit zunehmender Lichtstärke das Keimprozent erst schnell, dann immer langsamer zunimmt. Im Grunde genommen handelt es sich um dieselbe Erscheinung, die Lehmann und Lakshmana in ihrer Fig. 1 wiedergeben. Da es sich in diesem Fall indessen um einen »Lichtkeimer« handelt, hat die Kurve natürlich eine aufsteigende Tendenz. Beide Kurvenbilder sind nur ein Ausdruck für Variabilität in der Lichtempfindlichkeit des Samenmaterials. Da extreme Fälle der Empfindlichkeit naturgemäß nur in geringer Zahl auftreten werden, so wird bald nach dem Überschreiten der Schwelle der Großteil des Keimmaterials mit zunehmender Reizmenge die entsprechende Lichtreaktion erkennen lassen, die Kurve wird dementsprechend zunächst steil ansteigen, beziehungsweise — im Falle des Dunkelkeimers — abfallen, während sie sich weiterhin verflachen muß.

Zusammenfassung.

1. Die Keimkraft der Samen von *Phacelia tanacetifolia* wird durch Dauerbelichtung teils vollständig vernichtet teils gehemmt. Eine Lichtintensität von 0·8 H-K vermag noch 30% der Samen an der Keimung verhindern.

2. Die hemmende Wirkung des Lichtes nimmt mit der Belichtungsstärke zu. Die Abhängigkeit des Keimprozentes von der Lichtstärke folgt einer Hyperbelkurve.

3. Sofern die Keimkraft durch die Belichtung nicht vollständig vernichtet ist, klingt die Lichtwirkung im Dunkeln bereits innerhalb der ersten 24 Stunden ab.

4. Die Hemmung betrifft das absolute Keimprozent, nicht aber den allgemeinen Verlauf der Keimung, d. h. die Variationsbreite der Keimungsgeschwindigkeit; die Prozentzahl der Keimung nimmt in aufeinanderfolgenden Tagen stets im Sinne einer logarithmischen Kurve zu und erreicht in 4 bis 5 Tagen ihr Maximum (Fig. 2).

5. Auch eine nur nach Stunden bemessene Vorbelichtung bestimmter Stärke kommt in einer Keimungshemmung zum Ausdruck. Die Hemmung nimmt mit der Stärke und Dauer der Belichtung zu.

6. Eine der Belichtung vorausgehende Verdunkelung begünstigt die Keimung bei nachfolgender Belichtung. Diese fördernde Wirkung steht in Abhängigkeit von der Verdunkelungsdauer.

7. Wenngleich die hemmende Wirkung des Lichtes mit der gebotenen Lichtmenge zunimmt, so folgt sie doch nicht dem Reizmengegesetz; eine über eine längere Zeit ausgedehnte Belichtung mit schwächerer Intensität erweist sich wirksamer als eine kurze Belichtung mit höherer Intensität. Auch für Lichtkeimer muß indessen die Gültigkeit des Reizmengegesetzes bezweifelt werden.

Zum Schluß gestatte ich mir, Herrn Prof. Dr. K. Linsbauer für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institute sowie für die Anregung und die bereitwillige Unterstützung, die er und seine Assistenten, Prof. F. Weber und Dr. E. Bersa, mir dauernd gewährten, meinen herzlichsten Dank auszudrücken.

Nachträgliche Anmerkung. Während der Drucklegung erschienen die ausführlichen Untersuchungen von Lakshmana Rao über die Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung von *Lythrum salicaria* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1925, Bd. LXIV, S. 249), welche geeignet erscheinen, die oben (S. 11) geltend gemachten Bedenken gegen die Gültigkeit des Produktengesetzes für die Lichtkeimung von *Lythrum* zu zerstreuen.

Literatur.

Cieslar, Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikultur-Physik. Bd. VI, 1893, p. 270—295.

Gassner G., Einige neue Fälle von keimungsauslösender Wirkung der Stickstoffverbindungen auf lichtempfindliche Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXIII, 1915, p. 217—232.

Harder R., Über die Beziehung des Lichtes zur Keimung von Cyanophyceensporen. Jahrb. f. wiss. Bot. 58, 1919, p. 237.

Heinricher E., Notwendigkeit des Lichtes und befördernde Wirkung desselben bei der Samenkeimung. Beihefte zum Botan. Centralblatt. 1903, Bd. 13, p. 164—172.

— Die Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. und das Licht. Bot. Zeitung, 67, 1909, p. 45—66.

Kinzel W., Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung. Lichtharte Samen. Bericht d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXV, 1907, p. 269—276.

Kuhn E., Neue Beiträge zur Kenntnis der Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXXIII, 1915, p. 367—373.

— Dunkelkeimer und Substrat. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXIV, 1916, p. 369—386.

Lehmann E., Über den Einfluß der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Zeitschr. f. Bot. 1912, 4, p. 465—529.

— Über die minimale Belichtungszeit, welche die Keimung der Samen von *Lythrum Salicaria* auslöst. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXVI, 1918, p. 157—163.

— Jahresbericht der Württembergischen Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften. Tübingen. Jahresbericht für das Jahr 1920, p. 14.

— und Rao Lakshmana, Über die Gültigkeit des Produktgesetzes bei der Lichtkeimung von *Lythrum Salicaria*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XLII, 1924, p. 65—69.

Nobbe F., Handbuch der Samenkunde. 1876.

Ottenwälder A., Lichtintensität und Substrat bei der Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot., 6, 1914, p. 785—848.

Remer W., Bericht über die Tätigkeit der agrikultur-botanischen Versuchsstation zu Breslau vom 1. April 1902 bis 31. März 1903.

— Der Einfluß des Lichtes auf die Keimung bei *Phacelia tanacetifolia* Benth. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, p. 328—339.

Stebler, Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung. Vierteljahrschrift der Züricher Naturforscher Ges. 1880, p. 102. (Nach Ref. im Botan. Centralblatt, VII, 1881, p. 157.)